© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

(Aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Ornithologische Abteilung, Professor E. Stresemann.)

Die Otolithen im Labyrinth der Vögel, besonders beim Star und der Taube.

Von **Cl. F. Werner**, Frankfurt a. M.[1])

Mit 6 Textabbildungen.

Die Frage des Heimfindevermögens resp. der Fernorientierung der Vögel ist durch die Versuche von Rüppel (1935) an Staren und anderen Arten in ein neues Stadium getreten. Die Fähigkeiten dieser Tiere sind unmöglich durch die uns bekannten Sinnesleistungen, vor allem nicht durch Erinnerung an Gesichtseindrücke zu erklären, sodaß wir zur Annahme eines besonderen Richtungs- oder Ortssinnes genötigt sind. Stresemann, der diese Konsequenz zieht (1935), weist wie schon Viguier (1882) darauf hin, daß ein Sinn für die geographische Lage durch den Erdmagnetismus vermittelt werden könnte; denn jeder Ort ist durch die Deklination und Inklination, wozu auch die magnetische Intensität hinzukommt, eindeutig bestimmt. Es liegt nahe, das Rezeptionsorgan für diesen hypothetischen Sinn in dem noch in mancher Hinsicht unbekannten Innenohr (Labyrinth) zu vermuten. Während Viguier an Endolymphströmungen in den Bogengängen denkt, erörtert Stresemann eine Erregung durch die Otolithen. Für eine weitere Verfolgung dieser Frage fehlten bisher fast alle morphologischen Grundlagen. Ich habe zunächst die Otolithenapparate in ihrer Gesamtheit bei einigen Vogelarten (Strauß, Kasuar, Taube, Huhn, Star) untersucht (1938) und füge weitere Einzelheiten über den feineren Bau der Otolithenmembranen und -kristalle hinzu. Dabei hielt ich es für wünschenswert, den Star, dessen erwiesenes Heimfindevermögen für einen besonderen Ortssinn spricht, besonders mit der Taube zu vergleichen, bei der man im wesentlichen mit der Annnahme einer visuellen Orientierung auskommt (Stresemann 1935).

1. Das Labyrinth und die Otolithenapparate der Vögel.

Das Labyrinth der Vögel unterscheidet sich von dem der übrigen Wirbeltiere durch seine langgestreckte Gestalt, die einerseits durch die Länge und hohe Wölbung des vorderen Bogenganges und andererseits

1) Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

durch die ventrale Ausdehnung der Schnecke bedingt ist (Abb. 1). Viele Einzelheiten lassen sich durch die Annahme erklären, daß das Labyrinth durch Raumbeengung besonders bei den kleineren Vögeln eine Deformierung und Verlagerung seiner Teile erlitten hat (WERNER 1933). Hand in Hand mit der Streckung von hinten-oben nach vorn-unten geht eine Verschmälerung von vorn nach hinten, die durch eine

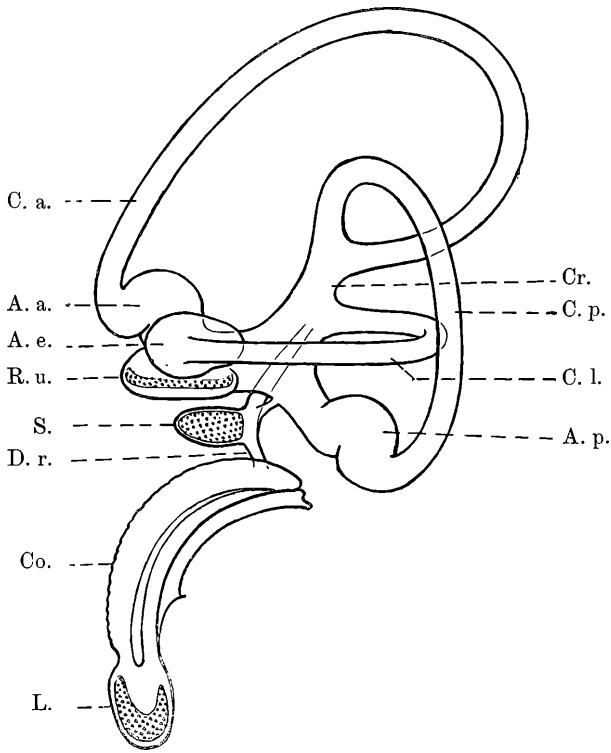

Abb 1: Das Labyrinth der Vögel (linkes Labyrinth von außen gesehen), schematisiert. Otolithenorgane (Maculae) punktiert. C. a., C. e. und C. p. = Canalis anterior, externus und posterior. Cr. = Crus commune. A. a., A. e. und A. p. = Ampulla anterior, externa und posterior. R. u. = Recessus utriculi. S. = Sacculus. Co. = Cochlea (Schnecke). L. = Lagena.

Verkürzung, Kippung und Knickung des ursprünglich horizontalen Utriculusrohres erreicht wird. Aus dem gleichen Grunde ist die hintere Ampulle ventralwärts verlagert und die vordere Ampulle nach oben geschoben, sodaß sie über den Recessus utriculi und höher als die laterale Ampulle zu liegen kommt. Auch die seltsame Tatsache, daß

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

der vordere vertikale Bogengang in das obere Ende des Crus commune von hinten und der hintere vertikale Bogengang von vorn einmündet, hängt mit diesen Vorgängen zusammen. Ich erwähne die Deutungen nur deshalb, weil sie auch das Verständnis der Otolithenapparate erleichtern.

Das Labyrinth enthält 8 Sinnesendorgane (Sensulae): die 3 Cristae der Ampullen, die Macula neglecta im Utriculus nahe der hinteren Ampulle, die Papilla basilaris in der Schnecke und die 3 otolithentragenden Maculae: M. utriculi, M. sacculi, M. lagenae. Die drei Otolithenorgane sind im Prinzip sehr ähnlich gebaut. Jedes von ihnen befindet sich in einem mehr oder minder weit abgegliederten Hohlraum, dessen Innenflächen von dem Sinnesepithel der Macula, den verschiedenartigen Randepithelien und evtl. auch z. T. mit „indifferentem" Plattenepithel ausgekleidet sind. Unter der Macula ist die Membrana propria der Wandung beträchtlich verdickt, teils zur Versteifung, teils im Zusammenhang mit dem Zutritt der Nervenfasern und Blutgefäße. Das Sinnesepithel (Abb. 4), aus Stütz- und Sinneszellen bestehend, ist gegen die Umgebung meist scharf abgegrenzt und im Lupenpräparat nach Osmiumfixierung als dunkler „Fleck" (Macula) erkennbar. Es ist von einer im Leben durchsichtigen gallertigen Masse von faseriger Struktur bedeckt (Macularium), die mit entsprechenden Derivaten der Randepithelien (Marginarium) zusammenhängt. Das Deckgebilde (die „Otolithenmembran") kann nach Fixierung und Härtung in seiner Gesamtheit entnommen werden (Abb. 2 und 3). Es trägt eine verschieden große und dicke Schicht sehr feiner Kristalle (Otolithen oder Otokonien genannt), die durch eine organische Zwischenmasse verbunden sind und als Ganzes den Otolithen bilden.

Die Otolithen der Wirbeltiere bestehen im wesentlichen aus Calciumkarbonat in Form von Aragonit und in geringer Menge auch aus Calciumphosphat in Form von Dahlit, wie kürzlich Hastings durch chemische Analysen und Röntgenspektrogramme beim Axolotl (Amblystoma) feststellte (1935). Bei den Vögeln wurde vor allem die Entstehung der Kristalle untersucht (Herzog, Nishio, Belonoschkin): Beim Hühnchen wird die Hauptmenge plötzlich am 7. und den folgenden Bruttagen gebildet; jedoch findet später noch eine Vergrößerung der Einzelkristalle statt. Ueber die Herkunft des Materials sind die Ansichten sehr geteilt. Während Herzog eine Ausfällung aus der mit Calciumsalz gesättigten Labyrinthflüssigkeit (Endolymphe) annimmt, weist Nishio den Zutritt von der Seite der Macula nach, und Belonoschkin denkt vor allem an eine Anreicherung des Materials

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

in der kolloiden Substanz der Otolithenmembran, bevor die Kristallbildung einsetzt.

Die drei Otolithenapparate sind trotz der prinziellen Aehnlichkeit, ihrer Bestandteile so verschieden angeordnet und gegliedert, daß auch

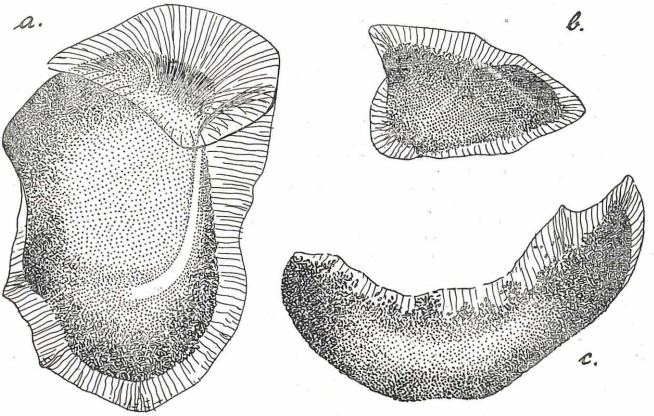

Abb. 2. Die drei Otolithenmembranen aus dem rechten Labyrinth eines Stares, nach Fixation in Kaliumbichromat-Formol-Essigsäure, a Utriculus, b Sacculus, c Lagena. Vergr. 46 mal.

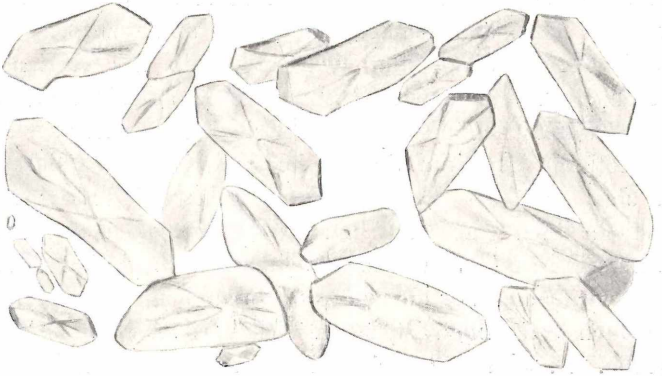

Abb. 3. Otolithenkristalle aus der Lagena eines Stares. Vergr. 930 mal.

eine verschiedene Funktion vermutet werden darf (wie ich für die Fische gefolgert hatte, 1928). Die im Recessus utriculi befindliche Macula utriculi ist im großen ganzen (wenn auch nicht völlig) durch ihre horizontale Lage charakterisiert und kann im wesentlichen als das Organ der statischen Labyrinthfunktion angesprochen werden;

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

d. h. sie beteiligt sich durch Lagereflexe an der Orientierung des Tieres zur senkrechten Raumachse. Im Zusammenhang mit dieser Funktion ist die vordere und laterale Randregion der Macula durch stärkere Nervenversorgung und eine besondere Beschaffenheit des Epithels ausgezeichnet. Auch Otolithenmembran und Otolith zeigen entsprechende lokale Unterschiede. Die im Sacculus befindliche Macula sacculi repräsentiert den kleinsten der Otolithenapparate. Ihre Fläche steht im Gegensatz zu der landläufigen Vorstellung nicht senkrecht, sondern ist von oben-innen nach unten-außen geneigt (beim Huhn ca. 40° zur Vertikalebene). Nach Benjamins und Huizinga werden von der M. sacculi der Taube die Raddrehungen der Augen ausgelöst, während bei anderen Wirbeltieren keine statischen Funktionen nachgewiesen werden konnten. Ich habe die Vermutung ausgesprochen, daß der Sacculus Produktion und Druck der Labyrinthflüssigkeit regelt, wozu ihn die röhrigen Verbindungen mit den benachbarten Labyrinthteilen begünstigen (Abb. 1). Die Lagena, die als Anhang an die Pars basilaris der Schnecke erscheint, hat eine sichel- oder halbmondförmige Macula, deren konkaver Rand nach oben gerichtet ist. Die Längsachse der Lagena und die mediale Wand ihrer Macula sind vertikal und damit auch senkrecht zur Ebene der Macula utriculi angeordnet. Trotzdem ist aus Experimenten zu folgern, daß die Lagena mit den Lagereflexen, d. h. mit der Orientierung zur vertikalen Raumachse nichts zu tun hat. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß sie in anderer Weise der räumlichen Orientierung dient, und zwar innerhalb der Horizontalebene, vorausgesetzt, daß irgend ein gerichteter Reiz auf sie einwirken kann. Die Lagena wäre jedenfalls in erster Linie in Betracht zu ziehen, falls der hypothetische Ortssinn wirklich im Labyrinth lokalisiert ist.

Die oben erwähnte Raumbeengung und Verlagerung der Teile macht sich auch an den Otolithenorganen geltend. Der Recessus utriculi wird wesentlich dadurch beeinflußt, daß die ursprünglich vorn einmündende vordere Ampulle in verschiednem Grade auf sein Dach verschoben ist, sodaß sich vorn eine blinde Nische ausbildet (Abb. 1). Eine ähnliche Nische entsteht hinter der lateralen Ampulle dadurch, daß der Recessus mit dem hinteren Ende lateralwärts und dem vorderen Teil medialwärts gedreht wird. Zur Wahrung der funktionellen Gliederung werden nun die besonderen Differenzierungen des ursprünglichen Vorder- und Lateralrandes in entgegengesetztem Sinne auf andere Regionen der Macula verschoben. Ich verweise auf meine andernorts gegebene Darstellung und betonte nur, daß diese Entwicklung beim Star besonders weit fortgeschritten ist. Der Sacculus

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

wird in dem Raum zwischen Utriculus und Schnecke dadurch eingefügt, daß er verschmälert, schräg gelegt und dorsalwärts an den Utriculus heran oder sogar zum Teil medial von ihm verschoben wird (Star). In der schematischen Abbildung 1 habe ich ihn zur übersichtlicheren Darstellung vom Utriculus weiter abgerückt. Für die Lagena ist besonders das Lageverhältnis zur übrigen Schnecke, d. h. zur Pars basilaris cochleae wichtig. Länge, Krümmung und Lage der Schnecke variieren bei den Vögeln ziemlich stark. Die Lagena behält, wie oben gesagt, ihre vertikale Raumlage bei und wird daher vom Endteil der Pars basilaris in verschiedenem Grade abgebogen, was sich bei stark abgeleiteten Labyrinthen sowohl im Transversalschnitt als auch beim Anblick von der Seite her gut erkennen läßt. Zusammenfassend darf ich sagen: Die Form und Lagerung der Otolithenapparate ergibt sich aus zwei widerstreitenden Faktoren: den Ansprüchen der Funktion und den mechanischen Einflüssen der Raumbeengung.

2. Die Otolithenmembranen und Otolithen des Stares.

Die Feinheit und Kompliziertheit der Verhältnisse zwang zur Anwendung verschiedenartiger Untersuchungsmethoden. Um die Form des ganzen Otolithen und die Anordnung seiner Kristalle zu studieren, war es nötig, das Präparat vorher zu fixieren und zu härten, da im lebensfrischen Labyrinth die Kristalle sich verschieben und zum Teil als weißliche Masse abschwimmen. Die Eröffnung der Hohlräume und Isolierung der Teile mit Scheren und Nadeln sind für das feine Objekt natürlich sehr grobe Eingriffe. Am besten blieb der Zusammenhang nach Fixation in Kaliumbichromat-Formol-Essigsäure gewahrt, wobei die Kristalle entkalkt wurden und nur durch ihre Hüllmembran repräsentiert sind, wie es ja auch im mikroskopischen Schnitt der Fall ist (Abb. 4). Ich bilde in Abb. 2 solche Otolithenmembranen ab, weil es unter diesen Bedingungen gelang, alle drei unversehrt aus einem Labyrinth herauszupräparieren. Nach Fixierung in neutralisiertem Formol bleiben die Kristalle erhalten, und meine Ergebnisse stützen sich vor allem auf solche Präparate. Die in der Tabelle angegebenen Flächenmaße in Quadratmillimeter gewann ich durch Ausmessen von Zeichnungen mit dem Planimeter und Vergleich mit einer bei der gleichen Vergrößerung gezeichneten Fläche bekannten Inhalts.

Die Otolithenmembran aus dem Utriculus in Abb. 2a ist von oben (dorsal) in der ganzen Fläche gesehen. Die vordere und hintere Rundung (oben u. unten) befinden sich in den entsprechenden Nischen des Recessus utriculi. Der rechte Rand schließt sich an die Oeffnung

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

der lateralen Ampulle an; am linken Rand mündet der Recessus in das Utriculusrohr. Im Formolpräparat ist die Membran ca. 1,35 mm lang und 0,85 mm breit. Die als Ganzes etwa längsovale Otolithenschicht bedeckt nur 0,60 von 0,91 mm², also 67 % der Membranfläche und zeigt erhebliche lokale Unterschiede. Die leicht konkave, etwa ovale Mitte besteht aus einer flachen Schicht kleiner Kristalle und ist daher ziemlich durchsichtig. Diese Mittelfläche wird lateral und hinten von einem eigenartigen, fast otolithenfreien Band abgegrenzt, das nach vorn zu am Rand der Otolithenschicht und hinten-medial inmitten ihrer Fläche endigt. In den Randregionen sind die Kristalle stärker angehäuft. Besonders befindet sich am Vorder- und am Hinterrand je

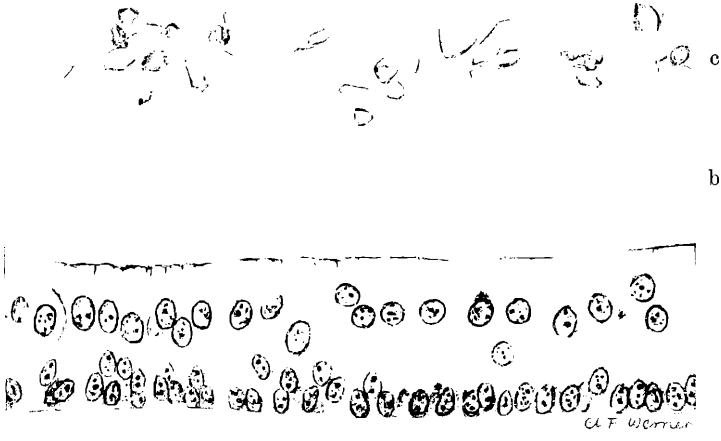

Abb. 4. Lagena des Stares, Querschnitt durch einen Teil des Sinnesepithels a mit der Otolithenmembran b und der Otolithenschicht c. Vergr. 630 mal.

eine sichelförmige Masse, die auch große Kristalle enthalten; die größten finden sich nahe dem hinteren Rande. Der hintere und laterale Rand des Otolithen sind von einer annähernd gleichbreiten Faserzone der Membran umgeben. Vorn ist außerdem eine dicke Randfasermasse vorhanden, die sich über den Otolithen legt und zum Teil die Oberfläche der Kristallschicht berührt (wie in Schnitten zu erkennen ist). Nur an der Vorder-medialen Ecke (in der Abb. 2a links oben) reichen die Kristalle bis an den Rand der Membran; sie ragen hier zugleich auch über die Fläche des Sinnesepithels hinaus. Infolge der ungleichen Verteilung der Kristalle im Vergleich zur Faserung erscheint die Längsachse des ganzen Otolithen gegenüber der Längsachse der Otolithen-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

membran, resp. auch der Macula um 10—15° verdreht. Man muß dazu bedenken, daß schon die Macula infolge der Raumbeengung im selben Sinne verlagert ist.

Die Otolithenmembran des Sacculus ist in Abb. 2b von der äußeren Fläche gesehen. Sie ist etwa dreieckig, vorn zugespitzt (rechts) und am hinteren Rande mit einer Einkerbung versehen. Der Otolith ist fast allseits von einer Faserzone umgeben und bedeckt daher nur etwa 70 % der Fläche seiner Membran. Die Kristallschicht ist überall ziemlich dick, aber am Dorsalrande stärker angehäuft. Die größten Kristalle befinden sich an den Rändern, bes. vorn unten und hinten unten.

Die Lagena ist beim Star sehr kurz und breit. Daher ist die sichelförmige Otolithenmembran, die sich quer zur Längsachse der Lagena erstreckt, lang und schmal. Die Membran in Abb. 2c ist in die Bildebene gedrückt. In der Lagena ist sie derart aufgerollt, daß die beiden Flügel auf die Seitenwände und der vordere Flügel (rechts) sogar ziemlich weit auf das Dach der Lagena übergreift. Die Kristalle bedecken 84 % der Membranfläche. Am konvexen Rande reicht der scharfbegrenzte Otolith bis an den Rand der Membran (außer am Ende des Vorderflügels). Am konkaven Rande ist dagegen eine mäßig breite Faserzone vorhanden, auf die Häufchen von Kristallen oder auch einzelne Kristalle in sehr unregelmäßiger Weise übergreifen. Hier sind auch die größten Kristalle des ganzen Otolithen zu finden. Die dicksten Anhäufungen sind an den beiden Flügeln festzustellen, während die Flächenmitte eine Verdünnung aufweist.

Die einzelnen Otokonien (Abb. 3) haben beim Star meist regelmäßige Kristallform mit gut ausgebildeten Flächen und Kanten und lassen bei Aufhellung in Glycerin eine Binnenstruktur erkennen. Sie sind im Utriculus ziemlich breit und kurz, im Sacculus und der Lagena meist schlanker. Die größten Kristalle sind häufig etwas keil- oder wetzsteinförmig, weil ein Ende kräftiger ausgebildet ist. In den Utriculi eines Tieres waren die größten Kristalle ziemlich unregelmäßig und klobig geformt. Häufig kommen auch Zwillingsbildungen vor, und zwar meist Kontakt-, selten Durchkreuzungszwillinge. Die kleinsten noch als regelmäßige Kristalle erkennbaren Gebilde sind für alle drei Otolithenorgane etwa 2 μ lang. Die längsten Kristalle scheinen im Sacculus vorzukommen (s. Tabelle).

Während die Dicke der Schicht bestimmte lokale Unterschiede aufweist und die Einzelkristalle nach ihrer Größe eine gewisse Verteilung erkennen lassen, ist ihre Lagerung innerhalb der Schicht ganz

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Tabelle: Flächen der Maculae, Otolithmembranen und Otolithen in Quadratmillimetern, sowie die Länge der größten Kristalle in Mikron.

		Star 3 (Kaformacet) (rechts)	Star 4 (Formol) links	Star 4 (Formol) rechts	Star 5 (Formol) links	Star 5 (Formol) rechts
Utriculus	Macula	0,82				0,918
	Membran	0,7			0,91	0,907
	Otolith	0,47			0,64	0,603
	Kristalle (max.)	—		25 μ	> 27 μ	> 33 μ
Sacculus	Macula	0,338	0,342			
	Membran	0,197			0,272	
	Otolith	0,134			0,197	
	Kristalle (max.)	—			> 45 μ	> 45 μ
Lagena	Macula	—				
	Membran	0,332	0,33	0,34		
	Otolith	0,278	0,27			
	Kristalle (max.)	—				46 μ

unregelmäßig (Abb. 4). Größere und kleinere liegen durcheinander. Manche Kristalle liegen mit der Längsachse parallel zur Oberfläche des Sinnesepithels, kaum einer vertikal, die meisten schräg. Es ist auch keine Richtung innerhalb der Gesamtfläche bevorzugt. Jeder Kristall ist von einer organischen und im entkalkten Schnittpräparat mit Hämatoxylin färbbaren Hülle umgeben. Ob benachbarte Kristalle sich berühren, läßt sich weder im Lupenpräparat noch im mikroskopischen Schnitt beurteilen. Im Lupenpräparat überdecken sich die Kristalle, und bei Entnahme der totalen Otolithenmembran mit Präpariernadeln sind leichte Verschiebungen und Verletzungen ganz unvermeidbar. Die histologische Technik ist noch nicht so vollkommen, um Schrumpfungen der Membran und der zwischen den Kristallen befindlichen Substanz zu verhüten. Wir können also nicht sagen, ob die etwaige funktionelle Verlagerung eines Kristalls sich auf andere Kristalle, etwa mittels Hebelwirkung fortpflanzt. Daß alle Einzelkristalle durch eine richtende Kraft — z. B. ein Magnetfeld — in die gleiche Stellung gedreht werden, ist schwer vorstellbar. Und angenommen, daß eine solche Richtungsänderung stattfinden kann, so ergibt sich die Frage, wie sie durch Vermittelung der Otolithenmembran auf die Sinneszellen übertragen werden kann, um als Reiz wirksam zu werden. Es ist wahrscheinlicher anzunehmen, daß die Otokonienschicht wie der starre Otolith der Knochenfische als Ganzes wirkt. Die Existenz der Einzelkristalle, ihre Größe, Form und Anordnung braucht nicht funktionell bedeutsam zu sein, sondern kann ihre Ursache vielleicht in den Kristallisations-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

bedingungen haben. Diese sind aber, wie oben erwähnt (S. 12) noch ebenso unbekannt wie die funktionelle Wirkungsweise.

3. Die Otolithenmembranen und Otolithen der Taube.

Die Besonderheiten der Taube im Vergleich zum Star sind aus der Abb. 5 zu entnehmen, die die drei Otolithenmembranen ebenfalls aus dem rechten Labyrinth in der gleichen Anordnung wie Abb. 2 zeigt. Es ist nur zu berücksichtigen, daß die in Kaformacet fixierten Membranen des Stares etwas geschrumpft sind (s. Tabelle), während die der Taube in neutralisiertem Formol fixiert wurden und natürlichere Verhältnisse wiedergeben. Die wesentlichen Formmerkmale sind von

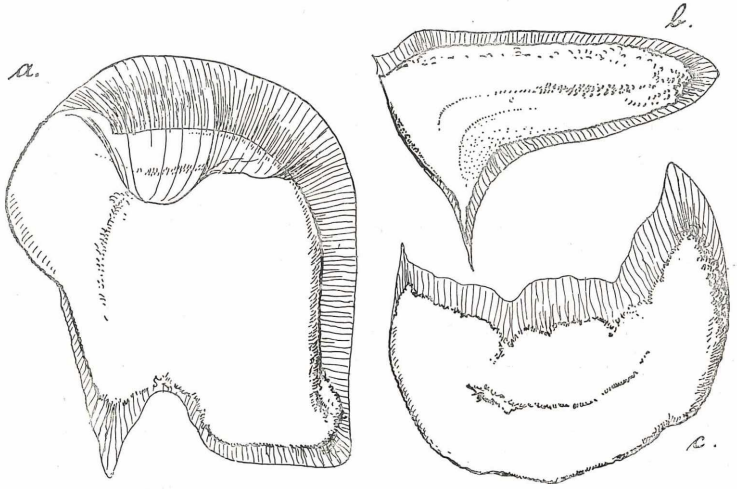

Abb. 5. Die drei Otolithenmembranen aus dem rechten Labyrinth einer Taube von der Oberfläche gesehen, Otolith weiß im auffallenden Licht. Vergr. 46 mal.

der Fixationsart nicht betroffen. Auch bei der Taube (und wahrscheinlich bei den meisten Vögeln) ist der Utriculusotolith am größten, der Sacculusotolith am kleinsten; der Flächeninhalt beträgt für den Otolithen des Utriculus 0,71 mm², den des Sacculus 0,23—0,24 mm² und den der Lagena 0,333—0,425 mm². Die Lagena zeigt besonders auffällige individuelle Unterschiede. Auch die Form der drei Otolithen und Membranen ist ziemlich variabel.

Am Otolithen des Utriculus, dessen Fläche 65—70 % der Membran bedeckt, bilden der vordere und laterale Rand (in der Abb. 5a oben und rechts) einen ziemlich gleichmäßigen Bogen. An den beiden

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Enden dieses Bogens, d. h. sowohl medial-vorn als auch lateral-hinten ist je ein Vorsprung vorhanden, sodaß die größte Achse des Otolithen (ca. 1,2 mm) schräg von innen-vorn nach außen-hinten gelagert ist. Der hintere-laterale Vorsprung entspricht der Rundung des Hinterrandes beim Star und befindet sich in einer etwa rechtwickligen Nische des Recessus hinter der lateralen Ampulle. Die vordere Recessusnische ist wie beim Star von einer dicken Randfasermasse ausgefüllt, die sich über den Vorderrand der Kristallschicht legt (in der Abb. 5a oben). Auffällig ist am Hinterrande ein Zipfel und eine Bucht, die beide an der Faserung der Membran noch stärker ausgeprägt sind. Die Otolithenschicht ist am Vorder- und Lateralrande ziemlich hoch und stellenweise wulstartig verdickt, in der Mitte der Fläche und besonders am Hinterrande sehr niedrig. Die größten Einzelkristalle befinden sich entweder am hinteren-äußeren oder am vorderen-inneren Vorsprung.

Der Otolith des Sacculus (Abb. 5b) erhält eine eigenartige Gestalt durch einen spitzen Fortsatz, der sich nach unten ein Stück in den Ductus reuniens hinein erstreckt. Der schmale, sich von vorn nach hinten ausdehnende Hauptteil ist mit einem Längswulst versehen, der im vorderen Teil am höchsten ist und auch die größten Otokonien trägt. Am niedrigsten ist die Kristallschicht in der konkaven Region am unteren Rande. Der Otolith ist — außer am Hinterrande — von einer mäßig breiten Faserzone umgeben und bedeckt in einem Falle 0,235 von 0,309 mm² = 76 % der Otolithenmembran. Der ventrale Zipfel der Membran ist in einen dünnen Faden ausgezogen.

Da die Lagena bei der Taube langestreckt ist, hat auch der Otolith eine große Dorsoventralausdehnung und erscheint dadurch wesentlich breiter und umfangreicher als beim Star. Die oben erwähnten Flächenunterschiede des Otolithen hängen vor allem damit zusammen, daß dieser am Dorsalrande verschieden weit hinaufreicht und dadurch einen recht verschiedenen Anteil der Membran bedeckt (65—78 %); man vergleiche hierzu die Abb. 5c mit der Abb. 10 in meiner anderen Veröffentlichung (1938). Aber auch die Membran selbst hat eine sehr variable Fläche (0,508—0,559 mm²). Die fast völlige Gleichheit in der rechten und linken Lagena eines Individuums berechtigt zu dem Schluß, daß die individuellen Unterschiede nicht durch Fixationswirkung oder Meßfehler vorgetäuscht werden, sondern auch vital vorhanden sind. Eigenartig ist ein horizontaler Spalt in der Mitte der Otolithenschicht. Die Verteilung der Kristalle nach Menge und Größe ist im übrigen die gleiche wie beim Star.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Die einzelnen Otokonien zeigen bei der Taube im Unterschied zum Star außerordentlich verschiedene Gestalt. Die in Abb. 6 dargestellten Kristalle stammen von verschiedenen Individuen und sollen vor allem die Variabilität der Form demonstrieren. Von typisch ausgebildeten Kristallen mit deutlichen Ebenen und geradlinigen Kanten finden sich alle Uebergänge zu Spindeln mit abgestutzten Spitzen oder teilweise unregelmäßigen Umrissen. In der Abb. rechts oben habe ich die Oberfläche eines großen spindeligen Gebildes gezeichnet; sie zeigt

Abb. 6. Otolithenkristalle verschiedener Form und Größe aus dem Utriculus a. dem Sacculus b. und der Lagenae der Taube. Zwillingsbilldungen ×. Vergr. 930 mal.

einen dunkleren Gürtel, der offenbar mit feinen Poren versehen ist und verzweigte Linien. Bei einseitiger Ausbildung der Kristallflächen entstehen Keil- oder Wetzsteinformen. Variabel ist vor allem auch das Verhältnis der Breite zur Länge.

Trotzdem lassen sich gewisse Gesetzmäßigkeiten erkennen. Die kleinsten, noch sicher als Otokonien identifizierbaren Gebilde sind an allen drei Otolithen 1—2 μ lang. Die längsten Kristalle, die ich

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

finden konnte, waren im Utriculus 22 μ und im Sacculus 52 μ lang. Es sei hier anschließend bemerkt, daß im Labyrinth eines Straußes (*Struthio camelus* L.) die kleinsten Kristalle 1,5 μ lang waren und die maximale Länge für den Utriculus 30 μ, für die Lagena 42 μ und für den Sacculus 44 μ betrug. Es scheint somit die allgemeine Regel zu gelten, daß der größte Otolith (der Utriculusotolith) die relativ kleinsten Kristalle besitzt. Für ihn sind kurze und breite Otokonien von typischer Kristallform charakteristisch, während Sacculus und Lagena mehr schlanke Formen, vor allem auch spindel- und wetzsteinförmige Otokonien aufweisen. Da die Otolithenkristalle der drei Vogelarten (von der verschiedensten systematischen Stellung!) sich in der Größenordnung und im Formcharakter so sehr ähneln, muß die individuelle Variation bei der Taube umso auffälliger erscheinen. Vor allem ist die Lagena davon betroffen, wie ich auch für den Flächeninhalt des ganzen Otolithen feststellen mußte. Es liegt nahe, die Domestikation dafür verantwortlich zu machen und Rassenunterschiede zu vermuten. Mein bisheriges Material ist zur Beurteilung dieser Fragen leider nicht ausreichend.

Zusammenfassung und Folgerungen.

Die vorliegende Untersuchung behandelt die Gestalt, Größe und Raumlage der Otolithenapparate sowie die Form, Größe und Anordnung der Otolithenkristalle. Aus den morphologischen Befunden läßt sich Folgendes schließen: Falls das Receptionsorgan des hypothetischen Ortssinnes seinen Sitz im Labyrinth hat, ist in erster Linie an die Lagena zu denken, weil sie zwar eine konstante Raumlage, aber (nach Experimenten anderer Autoren) wahrscheinlich keine statische Funktion hat. Die Formunterschiede bei Star und Taube lassen sich vorläufig nicht als Grundlage verschiedener funktioneller Leistungen deuten. Ungeachtet der Frage nach der funktionellen Bedeutnng läßt sich bezüglich der Wirkungsweise annehmen, daß sich nicht die Einzelkristalle innerhalb der Schicht verlagern, sondern die Masse als Ganzes wirkt.

Literatur.

Belonoschkin, B. 1931, Beiträge zur Frage der Natur und der Entstehung der Otolithen. Arch. Ohr- usw. Heilk. **128**, 208—224.

Benjamins u. Huizinga 1927, Untersuchungen über die Funktion des Vestibularapparates bei der Taube. Pflügers Arch. **217**, 105—123

Hastings, A. B. 1935, Chemical analysis of otoliths and endolymphatic sac deposits in Amblystoma tigrinum. J. comp. Neur. **61**, 295—296.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.zobodat.at

Herzog, H. 1925, Ueber die Entstehung der Otolithen. Z. Hals- usw. Heilk. **12**, 413—422.

Nishio, S. 1926, Ueber die Otolithen und ihre Entstehung. Arch. Ohr- usw. Heilk. **115**, 19—63.

Retzius, G. 1884, Das Gehörorgan der Tiere **2**, Stockholm.

Rüppell, W. 1935, Heimfindeversuche mit Staren 1934, J. f. Ornith. **83**, 462—524.

Stresemann, E. 1927/34, Aves im Handbuch der Zoologie von Kükenthal-Krumbach **7**, II. Berlin und Leipzig.

— 1935, Haben die Vögel einen Ortssinn? Ardea **24**, 213—226,

Viguier, C. 1882, Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. Rev. Philos. de la France et de l'Etranger **14**, 1—36. Zit. nach Stresemann.

Werner, Cl. F. 1928, Studien über die Otolithen der Knocheufische, Z. wiss. Zool. **131**, 502—587.

— 1933, Das Ohrlabyrinth der Tiere. Ein Versuch, seine Formverschiedenheit zu erklären. Passow-Schäfers Beitr. **30**, 390—408.

— 1938, Funktionelle und vergleichende Anatomie der Otolithenapparate bei den Vögeln, Z. Anat., **108**, 775—791.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Journal für Ornithologie

Jahr/Year: 1939

Band/Volume: 87_1939

Autor(en)/Author(s): Werner Cl. F.

Artikel/Article: Die Otolithen im Labyrinth der Vögel, besonders beim Star und der Taube 10-23